最小存続可能個体数と絶滅の空間パターンによる影響 : 格子モデルによる解析 (第8回生物数学の理論とその応用)

中桐, 斉之; 向坂, 幸雄; 泰中, 啓一

数理解析研究所講究録
第 1796 巻 2012 年 167-171

最小存続可能個体数と絶滅の空間パターンによる影響:格子モデルによる解析

The minimum viable population and extinction by effects of special pattern: analysis using lattice models

*中桐斉之・**向坂幸雄・***泰中啓一
*兵庫県立大学環境人間学部，**中村学園大学短期大学部幼児保育学科，***静岡大学創造科学技術大学院
*Nariyuki Nakagiri, **Yukio Sakisaka and ***Kei-ichi Tainaka
*School of Human Science and Environment, University of Hyogo, Himeji 670-0092, JAPAN
**Division of Early Childhood Care and Education, Nakamura Gakuen Junior College, Fukuoka 814-0198, JAPAN
***Department of Systems Engeneering, Shizuoka University, Hamamatsu 432-8561, JAPAN
nakagiri@shse.u-hyogo.ac.jp

In this paper, we built a lattice model with minimum viable population. The lattice model was built under consideration of an encounter between individuals. In this model, we built the one species system which consists of a hermaphroditic species. On the two-dimensional lattice, we analyzed population dynamics and spatial patterns in this system with Monte-Carlo simulation. In this paper, we built a new lattice model based on the contact process. Computer simulations for square lattices are carried out. As a result, it was found that the species is extinct when the initial density of the species is smaller than a constant value: minimum viable population (MVP). In addition, we found that the population is divided into survival and extinction according to slight difference of the initial density.

1. はじめに

現在，森林の伐採や外来種の捕食など，生物をとりまく様々な環境の変化により，多くの個体群が減少し，様々な絶滅が起こっている．こういった環境の変化によって，生物の個体数が減少していく際は，個体数がある一定の値以上であるとその個体群が存続可能となり，また，その値未満で絶滅に至るという，最小存続可能個体数(MVP)という値がある[1]．コンタクトプロセス[2]をはじめとした，格子モデルによる生物の個体群動態の研究[3-5]では，最小存続可能個体数が考慮されたものが少ない．そこで，本稿では，最小存続可能個体数を考慮した新しいモデルとして，生物が出会って出生することに注目したモデルを構築し，生物の個体群動態を解析する．

具体的には，モデルの生物には雌雄の区別のない雌雄同体種とし，二次元の格子モデルを用いて，どのような個体群動態，空間パターンを示すのか計算機シミュレーションによって解析を行った．今回は 1 種系であるコンタクトプロセスをベースとし，出生プロセスに変更を加えて発展させた 1 種系局所相互作用モデルを用いることとした．そして，この手法により，生物の初期密度を変化させることで，最小存続可能個体数を解析し，また，密度を一定にして空間パターンを変化させることにより，最小存続可能数の空間パターンによる影響を明らかにすることとした．

2. モデルと方法

最初に，モデル生態系として，1 種の生物が存在する二次元格子系を考える．生物種 X は，二次元の格子上に存在し，それぞれの格子サイトが，生物によって占められたサイトである場合 X とする．また，O は空き地によって占められたサイトを表わす．そして，次の相互作用を仮定する．

$$X + O \xrightarrow{b} 2X \tag{1a}$$

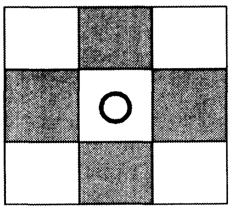
$$X \xrightarrow{m} O \tag{1b}$$

これは，コンタクトプロセス[2]と呼ばれる．このモデルでは，（1a）が空き地(O)が出生率 b で生物種 X となる出生プロセス，（1b）が生物種 X が死亡率 m で空き地(O)になる死亡プロセスを示している．本稿では，このコンタクトプロセスを発展させ，生物の出会いによって出生率が変化する出会いの効果を組み込んだモデルを構築した．以下のように，上記のコンタクトプロセスを，出生率を周囲の個体数に応じて変化させるようにする．

$$X + O \xrightarrow{b_n} 2X \tag{2a}$$

$$X \xrightarrow{m} O \tag{2b}$$

ここで，出生率 b_n は，空き地の周りに生物が 1 個体だけでは出生できないため $b_1=0$ とし，その他の出生率を，図 1 のように周囲 4 点の生物の個体数(n)に依存して出生率が増加するように設定した．



周囲の個体数 n	出生率 b_n
1	0
2	$\frac{1}{6}b$
3	$\frac{1}{2}b$
4	b

図 1. 生物の出生率．空き地に生物出生する際，周囲 4 点（灰色部分）の生物の個体数(n)に依存して出生率が増加する

このモデルにおいて，モンテカルロシミュレーション[2]による計算機実験を行った． t=0 において，生物はある密度 x_0 を取るとする．その後，以下のようにして時間発展を行い， X の個体群密度を記録した．

(i) N×N の二次元正方格子を用意し，X を密度 x_0 で配置する．残りのサイトは空き地 O を配置する．

(ii) 各々の相互作用につき次の 2 つのプロセスを行う．

A) まず，出生プロセス(1a)を実行する．1 つの格子点を任意に選ぶ．この点が O である場合，次にその最近接格子点における X の数 n を調べ，その個体数 n に応じて O を出生率 b_n によって X に変える．

B) 次に，死亡プロセス(1b)を実行する．任意の格子点を 1 つ選び，それが Y で占められる場合，Y を死亡率 m で O に変える．

(iii) 格子点の総数(L×L)回にステップ(3)を繰り返し，1 モンテカルロステップ(MCS)とする．本報告では，一辺の格子数 L=100 とした．

(iv) (iii)を 3000MCS 繰り返す．

ここで，相互作用を行う際，上記のように隣のサイトとのみ相互作用するものをローカル相互作用モデルとし，

これに対して，個体の位置に関係なく相互作用を行うものをグローバル相互作用モデルとして，これら二つのモデルについてシミュレーション解析を行うこととした．なお，格子は周期境界条件を用いた．

3. 平均場近似

まず，本モデルの平均場近似(MFT)[3]による理論的な結果について述べる．相互作用が任意の 2 点間で起こると考えて近似すると，グローバル相互作用モデルの予測が可能となる．この平均場近似の時間発展は次のように表される．

$$\frac{dx}{dt} = (1-x)(\sum_{n=1}^{4} b_n \cdot {}_4C_n x^n (1-x)^{4-n}) - mx \tag{3}$$

ここで，(3)式の第一項においては，出生における全ての場合が考慮されるため，以下のようになる．

$$\frac{dx}{dt} = (1-x)bx^2 - mx \tag{4}$$

$$= bx(-x^2 + x - \frac{m}{b}) \tag{5}$$

X は定常密度をとり，平衡点は，(6)式のようになる．

$$x = \frac{1 \pm \sqrt{1 - 4\frac{m}{b}}}{2} \tag{6}$$

4. 結果と考察

格子モデルにおいて計算機実験を行った結果について述べる．初期密度を一定にし，生物の死亡率 m を変化させたときに，生物の定常密度 x がどのように変化するかをプロットした図を図 2 に示す．図 2 より，従来のコンタクトプロセスにおいては，生物種の存続と絶滅がはっきりしていなかったのに対し，出会いを考慮したモデルにおいては，ローカル相互作用とグローバル相互作用のどちらも，存続と絶滅の境界がはっきりしていることが

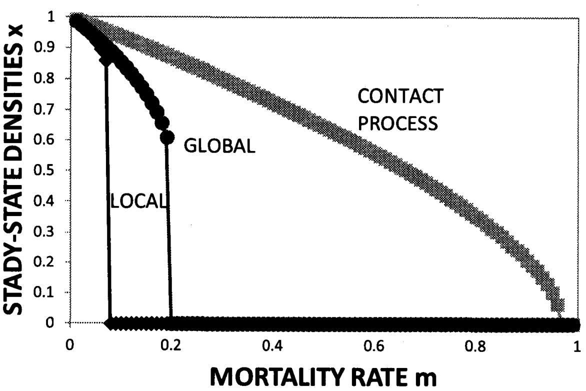


図 2. 格子モデルにおける個体群密度の時間変化．明灰：コンタクトプロセス，暗灰：グローバル相互作用モデル，黒：ローカル相互作用モデル(x_0=0.8, b=0.8, m=0.07)

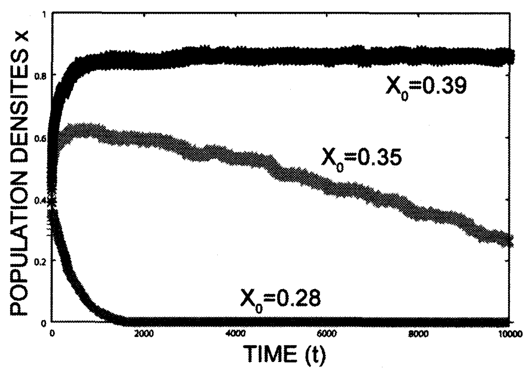


図 3. 個体群密度の時間変化（黒: x_0=0.39, 明灰: x_0=0.35, 暗灰: x_0=0.28）

分かる.

次に，生物の初期密度が変化したときに，生物種 X の密度の時間変化がどのようになるのかを調べた．初期密度に対する定常密度の時間変化をプロットしたものを図 3 に示す．図 3 より，最小生存可能個体密度以下で絶滅するというアリー効果がみられた．また，図 4 は個体群の初期密度 x_0 の変化によって，生物の定常密度がどのように影響するかをプロットした図である．図 4 より，生物種 X は，その初期密度のわずかな違いで，絶滅と存続に分かれることがわかる．

図 5, 6 に，空間パターンのスナップショットを示す．空間パターンの変化から，生物はある一定時間たつと大

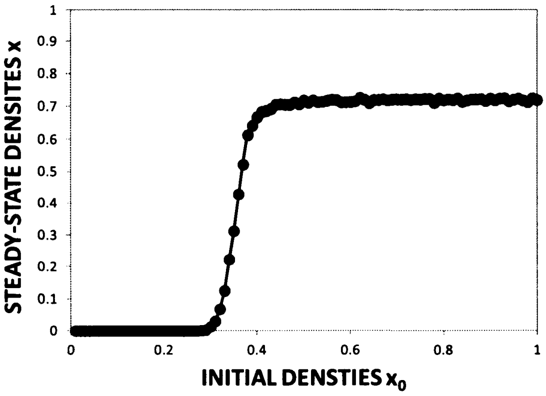


図 4. ローカル相互作用モデルにおける初期密度の違いによる定常密度の変化（m=0.07, r=0.8）

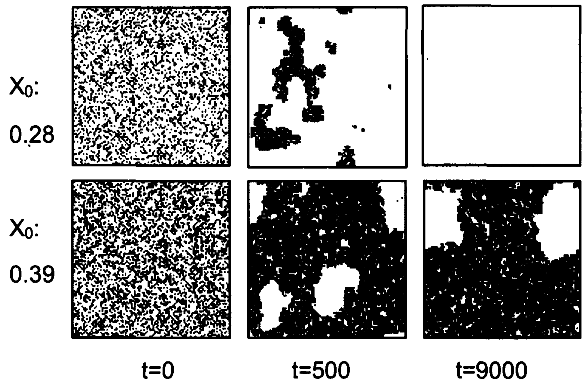


図 5. 時間による空間パターンの変化（上：x_0=0.28, 下：x_0=0.39）

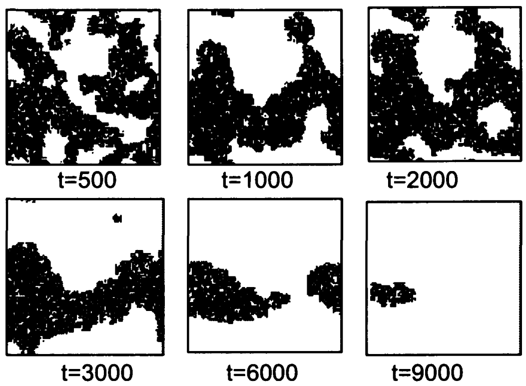


図 6. 時間による空間パターンの変化(x_0=0.35, m=0.07, b=0.8)

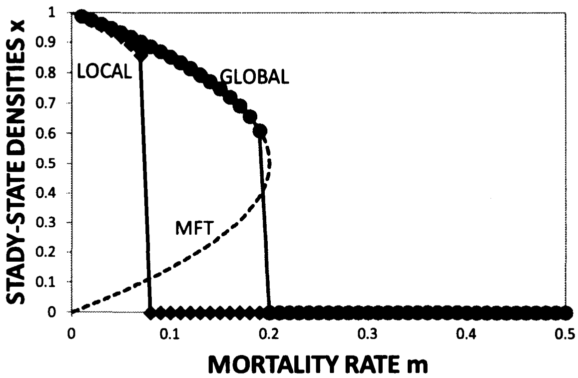


図 7. 個体群密度と死亡率の関係．黒線：平均場近似，黒：ローカル相互作用モデル，灰：グローバル相互作用モデル(x_0=0.8, m=0.07, b=0.8)

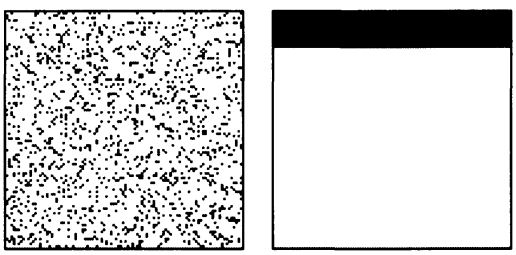


図 8. 初期配置パターン．左：ランダム配置 右：連続的配置

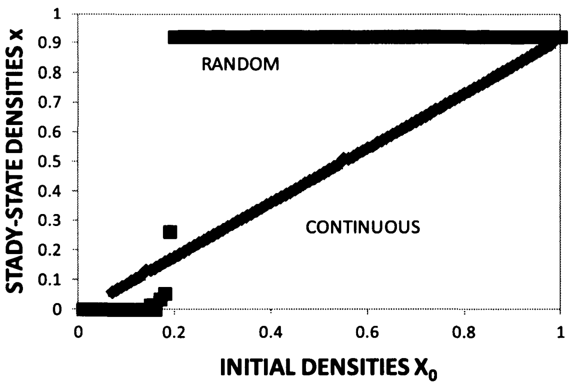


図 9. 初期配置パターンと初期密度の違いによる定常密度の変化．黒：ランダム配置，灰：連続的配置

きなかたまり（以下，クラスターと呼ぶ）を形成し[5]，クラスターは，一定以上大きくならないことがわかる．さらに，クラスターは，そのサイズが小さなものから絶滅していくことがわかった．

図 7 は，定常密度と死亡率の関係について，平均場近似とグローバル相互作用モデル，ローカル相互作用モデルの比較を行った図である．図 7 よりグローバル相互作用モデルの絶滅点は平均場近似で予測可能であるが，ローカル相互作用は予測不可能であることがわかる．これらのことより，初期配置の空間パターンが絶滅と存続の分岐に影響を与えていることがわかった．そこで，私たちは，生物種の初期配置において，空間パターンを変化させてシミュレーション実験を行うこととした．具体的には，計算機シミュレーションにおいて初期密度を変化させる際，初期配置の生物の空間パターンを図 8 のように，ランダム配置と連続的配置の両方を行い，それぞれの密度を変化させて実験を行い，比較を行った．

初期配置パターンの違いによる比較を行った結果を図 9 に示す．図 9 より，ランダム配置ではある一定の個体数以下で急激に絶滅するが，連続的配置では急激には絶滅せず，初期密度の減少とともに定常密度が減少し，その後，ある一定密度以下で絶滅し，最小存続可能個体数が小さくなることが分かった．これは，ランダム分布のように分散して分布していると，生物の増殖に出会いが必要なため増殖しにくくなり，個体数が急激に減少していくが，クラスターを形成していると増殖が起こりやすいため，急激に減少し難くなるためであると考えられる．

5. おわりに

本稿では，コンタクトプロセス[2]を発展させて，出会いの要素を含めた格子モデルを構築した．このモデルにおいては，初期配置の生物の密度がある一定の値より小さくなると絶滅し，それ以上のときに個体群が存続するという最小存続可能個体数を確認することができた．また，その最小存続可能個体数は，グローバル相互作用モデルにおいては，平均場近似で予測可能であることが分かった．これに対して，ローカル相互作用モデルにおいては，この最小存続可能個体数が，空間パターンの影響を受けており，同じ初期密度であっても，空間パターンが異なると，個体群が存続する場合と絶滅する場合があり，クラスターを形成するとき急激に減少しにくいという結果が得られた．よって，生物種は，大きなクラスターを形成しているとき，最小存続可能個体数が大きくなり，クラスターの大きさとともに存続可能個体数も増加することが示唆される．

今回は，モデル生態系として 1 種系モデルを取り扱ったが，2 種以上の系においては，周囲の生物数に依存して増殖率が決定するようなモデルであれば適用可能であると考える．したがって，より現実の系に近い，複数種を含めたにおいても同様の結果が予測できる．そして，生物種が環境変化などによって，減少していく際は，ある一定の数以下になると，絶滅を引き起こすが，その個体数である最小存続可能個体数には，空間パターンが影響していることが示唆される．生物の保全などを考える際には，個体数だけでなく，その空間パターンも考慮する必要があると考えられる．

参考文献

[1] Primack, R. B., A Primer of Conservation Biology 4th edn., Sinauer Associates, Sunderland, MA. (2008).

[2] Harris, T. E., Contact Interaction on a Lattice, Ann. Probab., 2 (1974), 969–988.

[3] Tainaka, K., Lattice model for the Lotka-Volterra system. Journal of the Phys. Soc. of Jpn., 57 (1988) 2588-2590.

[4] Morita, S., Tainaka, K., Nagata, H., and Yoshimura, J., Population Uncertainty in Model Ecosystem: Analysis by Stochastic Differential Equation, Journal of the Phys. Soc. of Jpn., 77 (2008), 093801.1-4.

[5] Tainaka, K., Terazawa, N., Yoshida, N., Nakagiri, N. and Takeuchi, Y., Spatial pattern formation in a model ecosystem: exchange between symbiosis and competition, Phys. Let. A. 282 (2001), 373-379.